

NOTAS SOBRE EL GENÉRO ECHIUM L.

B. VALDÉS

Departamento de Biología Vegetal y Ecología

Facultad de Biología, Universidad de Sevilla

(Recibido el 18 de Mayo de 2007)

Resumen. Se cita por primera vez para Portugal *E. salmanticum* Lag. Se establecen las tres nuevas combinaciones siguientes: *E. albicans* subsp. *fruticescens* (Coincy) Valdés, *E. creticum* subsp. *sauvagei* (R. Fernandes) Valdés y *E. sabulicolum* subsp. *rifeum* (Pau) Valdés. Se añaden algunos comentarios sobre *E. cantabricum* (Láinz) Fdz.-Casas & Láinz y sobre ginodioecia en *Echium*.

Summary. *E. salmanticum* Lag. is recorded for the first time for Portugal and the following new combinations are established: *E. albicans* subsp. *fruticescens* (Coincy) Valdés, *E. creticum* subsp. *sauvagei* (R. Fernandes) Valdés and *E. sabulicolum* subsp. *rifeum* (Pau) Valdés. Some comments on *E. cantabricum* (Láinz) Fdz.-Casas & Láinz and on gynodioecy in *Echium* are added.

INTRODUCCIÓN

La mayoría de los problemas nomenclaturales y taxonómicos que plantean las especies de *Echium* de la Península Ibérica, Islas Baleares y NW de Africa han sido resueltos por COINCY (1900a, 1900b, 1901a, 1901b, 1902), COUTINHO (1905), LACAITA (1919, 1923, 1925), SAUVAGE & VINDT (1954), KLOTZ (1962), FERNANDES (1969, 1970) y GIBBS (1971). Sin embargo, con motivo de la preparación de las síntesis de este género para Flora Ibérica (CASTROVIEJO & al., 1987-2005), BIOGEO (VALDÉS 2006) y la Flora Vascular de Andalucía Oriental, han surgido varios problemas taxonómicos o nomenclaturales, alguno de los cuales ha dado lugar a estas notas.

1. ECHIUM ALBICANS LAG. & RODR.

Especie muy polimorfa endémica de Andalucía, presenta generalmente una roseta basal bien desarrollada de hojas linear-elípticas, lineares o estrechamente elípticas, blanquecinas, cenicientas o parduscas, con setas escasas y patentes y un solo tallo de hasta 50 (-75) cm, con inflorescencia cilíndrica, espiciforme, que cubre casi toda su longitud, formada por numerosas cimas, aunque a veces el tallo es corto (de hasta 10-12 cm) y presenta 2-4 cimas.

Las poblaciones que se desarrollan sobre areniscas miocénicas en la Sierra de la Pizarra (área de Gobantes, Pantano del Chorro, Desfiladero de los Gaitanes, Mesas de Villaverde, etc.), en la provincia de Málaga, destacan notablemente por ser plantas de cepa leñosa y ramificada con tallos cortos, de hasta 20 cm, cubiertos por las bases persistentes de las hojas viejas, por sus hojas lineares y blanco-plateadas, como el resto de la planta, y por sus inflorescencias de no más de 4 cimas, normalmente con sólo 1 ó 2, y terminales. Los lóbulos del cáliz son cortos (de 7-10,5 x 0,5-1 mm), lineares y subobtusos, no linear-setáceos, como en las demás poblaciones de *E. albicans*, seríceos con setas rígidas poco abundantes, erecto-patentes o patentes, y núculas más pequeñas que en las demás poblaciones, de 2-2,5 (-2,7) x c. 1 mm, muricadas y prácticamente sin tubérculos.

Por estos caracteres, estas plantas se diferencian notablemente de las del resto de la especie. Fueron descritas como *Echium frutescens* por COINCY (1894), y se considera han de separarse de *E. albicans* típico a nivel de subespecie, aunque parece que ambas especies pueden hibridarse, como por otro lado cabría esperar. Para las plantas de la región de Gobantes ha de establecerse la combinación siguiente:

E. albicans* subsp. *frutescens* (Coincy) Valdés, **comb. nov.*

E. frutescens Coincy, *J. Bot. Morot* 8: 65 (1894) [basió.n.]

Las diferencias entre la subsp. *albicans* y la subsp. *frutescens* quedan reflejadas en Cuadro 1. De entre ellas hay que destacar las siguientes, que permiten distinguir ambos taxones sin ninguna ambigüedad: El tallo, normalmente solitario y sin ramificar y de hasta 50 (-70) cm, en la subsp. típica, es corto, de hasta 20 cm, leñoso y ramificado en la subsp. *frutescens*. Las hojas de la base forman una roseta bien marcada en la subsp. típica, mientras que se distribuyen a lo largo del tallo en la subsp. *frutescens*, quedando cubierta su base por los restos secos de las hojas viejas. La inflorescencia es larga, cilíndrica y compuesta por numerosas cimas en la subsp. *albicans*, aunque en algunas poblaciones, sobre todo de Sierra Nevada (cerro Trevenque, etc.), los tallos son cortos y la inflorescencia con pocas cimas, lo que recuerda un tanto a la de la subsp. *frutescens*, en la que suele estar formada por dos cimas geminadas, o a veces por 1, 3 ó 4. Los sépalos, que son muy largos, más que la mitad de la corola y linear-setáceos en la subsp. típica, incluidos los ejemplares con inflorescencias con pocas cimas, son generalmente más cortos que la mitad del tubo de la corola y lineares en la subsp. *frutescens*. El indumento es básicamente seríceo en ambas subespecies, pero mientras que en la subsp. *albicans* resulta frecuentemente hispido por la presencia de setas rígidas relativamente

	Subsp. albicans	Subsp. frutescens
Ciclo	Hierba perenne	Pequeña mata leñosa
Tallo	De hasta 50 (-70) cm Hispido	De hasta 20 cm Seríceo
Hojas	Las de la base, en roseta Estrechamente elípticas o lineares Planas o de márgenes recurvados Blanquecinas, cenicientas o parduscas	Las de la base, a lo largo del tallo lineares De márgenes recurvados Blanco-níveas
Inflorescencias	Cilíndricas, con numerosas cimas, rara vez reducidas a 3 ó 4 cimas	Paniculadas, con (1-) 2 (-4) cimas
Cimas	Hasta 7 (-13) cm en la fructificación	Hasta 4 (-6) cm en la fructificación
Brácteas	Linear-setáceas Blancuzcas o cenicientas	Linear-lanceoladas Blanco-níveas
Lóbulos del cáliz	De (7'5-) 11-15 (-17) mm en la floración Linear-setáceos, agudos Verdosos o cenicientos Seríceos o hispídos, con setas patentes abundantes	De 7-10'5 mm en la floración Lineares, obtusos Blanco níveos Seríceos, con setas patentes o erecto-patentes escasas
Núculas	De 2'5-3'5 x 1'5-2'5 mm Más o menos alveolado-crestadas, densa e irregularmente cubiertas de tubérculos pequeños. Abruptamente estrechadas por encima de la mitad, con ápice bien marcado	De 2-2'5 (-2'7) x c. 1'5 mm Muricadas, sin tubérculos Gradualmente estrechadas por encima de la mitad, con ápice poco marcado

Cuadro 1. Caracteres diferenciales entre *E. albicans* subsp. *albicans* y *E. albicans* subsp. *frutescens*

abundantes, apenas se presentan setas rígidas en la subsp. *frutescens*. Estas diferencias quedaron bien manifiestas en la iconografía de ambos taxones del s. XIX y principios del XX. BOISSIER (1841, tab. 125) representó magníficamente un ejemplar característico de la subsp. *albicans* como se presenta en la mayoría de las poblaciones de la serranía de Ronda y Sierra de Almijara

y WEBB (1853, tab. 12) un ejemplar de la subsp. *albicans* de tallo corto y cimas escasas, de la Sierra de Carratraca, que coincide con los caracteres que presentan plantas similares de algunas localidades de Sierra Nevada (Cerro Trevenque, etc.), de donde fue originalmente descrita la especie (LAGASCA & RODRÍGUEZ, 1802: 269). COINCY (1901c, tab. 6) representó fidedignamente un ejemplar de la subsp. *fruticescens* de las proximidades de la desaparecida estación de Gobantes, a cuyas plantas representa igualmente la reproducción fotográfica de ROUY (1902, tab. 445).

Material estudiado

Málaga. Sierra de la Pizarra: Gobantes, 14.6.1973, *Talavera & Valdés* (SEV 217484); entre Gobantes y El Chorro, 14.6.1973, *Talavera & Valdés* (SEV 217483). Sierra de la Pizarra: El Chorro, 15.3.1978, *Asensi & Díaz* (MGC 4869). Pantano del Chorro, 24.5.1977, *Varo & al.* (GDA Ciencias 4603, 4604, 4605, 4606, 15310); idem, 29.4.1977, *Casaseca & al.* (SALA 48789); Desfiladero de los Gaitanes, 27.4.1977, *E. Fuentes & al.* (MA 207946), idem, 23.3.1978, *E. Fuentes & al.* (MA 243036, 591898), Las Mesas de Villaverde 28.4.1983, *Ladero & al.* (MA 255767); idem 27.4.1977, *E. Fuentes & al.* (MA 207946, 210986), 11.6.1930; idem, *Ceballos & Vicioso* (MA 97006); Alora, 14.4.1969, *Gibbs & al.* (SEV 60906). Pizarra, Sierra del Hacho, 15.6.1973, *Talavera & Valdés* (SEV 60905), Gobantes, encima del Pantano del Chorro, 24.4.1969, *Galiano & al.* (SALA 4531).

2. E. CANTABRICUM (LAÍN Z) FDZ.-CASAS & LAÍN Z

Esta especie fue citada por LOSA (1958: 337) en “prados de la vertiente cantábrica de Peña Labra, por encima de la venta de Piedras Luengas” como *Echium* sp., que no llegó a describir, ya que pensaba que probablemente se tratase de *E. asturicum* Lacaita (esto es, *E. vulgare* L.). A ella ha de corresponder la cita de Gandoger de *E. fontanesii* DC. (esto es, *E. flavum* Desf.) de Peña Labra (GANDOGGER, 1917: 235), como bien indica LAÍN Z (1976: 24) quien, sin embargo, al describirla como nuevo taxón la subordina como subespecie a *E. italicum* L.

Está relacionada con *E. flavum* Desf., con el que coincide por su porte, con hojas de la roseta basal elípticas y tallos erectos o ascendentes, simples, con inflorescencia cilíndrica formada por numerosas cimas con flores de corola amarillo-rosada, escasamente zigomorfa y todos los estambres largamente exsertos, y núcúlas densa y diminutamente tuberculadas.

Difiere de *E. flavum*, sin embargo, por presentar órganos vegetativos y florales más grandes, como cabría esperar de plantas poliploides, para las que FERNÁNDEZ CASAS (1979: 111) indicó $2n = 80$, situación notable bajo el punto de vista cariológico, que separa a *E. cantabricum* como decaploide de todas las demás especies relacionadas con ella, que presentan $2n = 16$ (véase LUQUE, 1984). Difiere además de *E. flavum* por sus tallos, producidos en la axila de las hojas de la roseta, por su cáliz con lóbulos proporcionalmente más anchos, por su corola anchamente infundibuliforme, con tubo poco marcado y más corto que el cáliz, más o menos uniformemente cubierta de pelos cortos, sin pelos largos sobre los nervios, salvo por algunos pelos más largos sobre los nervios en los lóbulos y con tubo poco marcado y más corto que el cáliz, y por sus núculas, más grandes (3-3,5 mm). En *E. flavum* el tallo es frecuentemente solitario y desarrollado en el centro de la roseta, los lóbulos del cáliz más estrechos, la corola infundibuliforme, con pelos largos sobre los nervios y glabra o laxamente cubierta de pelos cortos y aplicados en el resto y con tubo generalmente bien marcado y más largo que el cáliz, y las núculas más pequeñas (de (1,8-) 2-3 mm).

3. E. CRETICUM L.

FERNANDES (1969), al restablecer el nombre de *E. creticum* L., separó ciertas plantas de Marruecos como var. *sauvagei*, que subordinó a *E. creticum* subsp. *algarbiense* R. Fernandes.

Tras el estudio de abundante material de *E. creticum* de la Península Ibérica y N de Marruecos, se ha llegado a la conclusión de que bajo *E. creticum* subsp. *algarbiense* se incluyen materiales que han de separarse como dos grupos bien distintos, considerados por FERNANDES (l.c.) como dos variedades: var. *algarbiense* y var. *sauvagei*. La primera debe incluirse en la variabilidad de *E. creticum* subsp. *coincyanum*, mientras que la segunda debe reconocerse como subespecie independiente, endémica de Marruecos, al menos de acuerdo con el material estudiado.

La var. *algarbiense*, que incluye el tipo de la subespecie, está formada por plantas que han de identificarse con *E. creticum* subsp. *coincyanum* (Lacaita) R. Fernandes, combinación establecida por esta misma autora (FERNANDES, l.c. 153) para las plantas de *E. creticum* de corola más pequeña (de 15-25 (-30) mm) que en la subsp. *creticum* (de (17-) 20-35 (-40) mm), de indumento hispido blanquecino, con hojas inferiores formando una roseta poco definida, de limbo elíptico o estrechamente oblongo-elíptico, cáliz con lóbulos de 7,5-10 mm, linear-lanceolados en la fructificación, y núculas de 2,5-3 x c. 2 mm. FERNANDES (l.c. tab. I) separa su subsp. *algarbiense*, que sitúa en el Algarve

portugués y NW de Marruecos, por tener brácteas más largas que el cáliz, cáliz de hasta 18 mm en la fructificación, filamentos estaminales glabros y aquenios pequeños. Coincide según FERNANDES (l. c.) por los demás caracteres con *E. creticum* subsp. *coincyanum*. Pero estos caracteres son muy variables en el contexto de la variabilidad de *E. creticum* subsp. *coincyanum*, en el que la densidad del indumento es variable, aunque los pelos retrorsos del tallo son siempre abundantes, las brácteas suelen ser algo más cortas o tan largas como el cáliz, pero se presentan plantas con brácteas claramente más largas que el cáliz en muchas localidades. Los filamentos estaminales pueden ser en *E. creticum* subsp. *coincyanum* glabros o laxamente pelosos, y el tamaño de las núculas indicado por FERNANDES (l. c.) para la subsp. *algarbiense* entra en la variabilidad de la subsp. *coincyanum*. Es más, el material tipo (COI, Gralheira, pr. Albufeira, III Reunião de Botânica Peninsular n. 10459, A. Fernandes & al., 23.4.1968), no difiere del contenido en el material de COI determinado por Fernandes como *E. creticum* subsp. *coincyanum* de Odemira, ribera do Torgal (III Reunião de Botânica Peninsular n. 10272, 19.4.1968), salvo por las brácteas, que son más largas que el cáliz.

Sin embargo, destaca FERNANDES (1969: 155) para su var. *sauvagei* un carácter que no presenta ninguna de las plantas de *E. creticum* estudiadas en la Península Ibérica, pero sí las del N de Marruecos, y es que la corola presenta pelos largos laxamente dispuestos sobre los nervios por la parte interna. Este carácter que se presenta frecuentemente en *E. plantagineum* L., había sido resaltado para las plantas de Marruecos por SAUVAGE & VINDT (1954: 176-177) tanto en la descripción de *E. creticum* (subsp. *E. australe* Lam.) como en la figura 53 que representa la corola.

E. creticum es mucho menos común en el N de Marruecos que *E. plantagineum* L. y *E. sabulicolum* Coincy. Todo el material estudiado, si bien es escaso, presenta tallos erectos, con setas finas patentes muy abundantes y pelos cortos reflejos muy densamente dispuestos, hojas caulinares linear-elípticas, con indumento doble, brácteas de hasta 10 mm, linear-lanceoladas u ovado-lanceoladas, ligeramente más largas que el cáliz, corola azul-violeta estrechamente infundibuliforme y más o menos uniformemente pelosa con pelos más largos sobre los nervios y con pelos largos sobre los nervios por la parte interna, y filamentos estaminales pelosos. Se distingue del estudiado de la Península Ibérica sobre todo por el indumento de la parte interna de la corola, y deben considerarse como una subespecie independiente para la que se propone la siguiente combinación:

E. creticum* subsp. *sauvagei* (R. Fernandes) Valdés, **comb. nov.*

E. creticum var. *sauvagei* R. Fernandes, *Bol. Soc. Brot.*, ser. 2, 43: 155 (1969), [basión.]

SAUVAGE & VINDT (l.c.) indicaron que *E. creticum* subsp. *coincyanum* no se encuentra en Marruecos, aunque FERNANDES (l.c.) identifica con su subsp. *algarbiense* (bajo f. *maroccana* R. Fernandes) a plantas del Alto Atlas, que por lo que se ha indicado anteriormente han de llevarse a la subsp. *coincyanum*.

4. ECHIUM SABULICOLUM POMEL

Se trata de una especie típicamente mediterránea cuya área se extiende desde el estrecho de Gibraltar al oeste hasta la costa occidental de Grecia y la Cirenaica al este, siendo particularmente frecuente en las regiones costeras de España, Marruecos, Argelia, Túnez, Baleares y Sicilia, y aunque más escasa, se encuentra también en el S de Francia, Córcega, Cerdeña, Malta, S de Italia, oeste de Grecia y Libia.

Se caracteriza por sus hojas estrechas, oblanceoladas, espatuladas, oblongas o elípticas y, salvo las superiores, gradualmente estrechadas en peciolo, formando las de la base una roseta poco marcada, más o menos persistente. Su indumento es más o menos marcadamente dimórfico y está formado por setas rígidas largas de base pustulada y generalmente por pelos cortos antrorsos. El cáliz presenta lóbulos lineares o linear-lanceolados y más o menos marcadamente acrescentes en la fructificación. La corola, marcadamente zigomorfa y estrechamente infundibuliforme, presenta un tubo apenas diferenciado y más corto que el cáliz y es uniformemente pelosa en toda su superficie, generalmente con algunos pelos más largos sobre los nervios, sobre todo en los lóbulos, y lóbulos inferiores ciliados. El androceo presenta dos, a veces uno o tres, de sus estambres escasamente exsertos, con filamentos glabros o ligeramente pelosos. El estilo es peloso en casi toda su longitud y las núculas marcadamente equinulado-tuberculadas.

Es una especie sumamente polimorfa. Las plantas pueden ser anuales, bienales o perennes. Uni o multicaule, los tallos pueden ser decumbentes, ascendentes o erectos y a veces presentan base leñosa. El indumento, seríceo o hirsuto, está formado en el tallo por setas largas de base pustulada, patentes, erecto-patentes o adpresas y antrorsas, y al menos en la parte superior por pelos cortos más o menos abundantes antrorsos y de base curvada, o patentes. La inflorescencia, paniculada, está en general escasamente ramificada. Las brácteas, lineares o linear-lanceoladas, suelen ser más largas que el cáliz y a veces (como ocurre en la mayoría de las plantas de las Islas Chafarinas y en otros puntos del N de Marruecos y del SE de España), son considerablemente más largas. El cáliz presenta lóbulos lineares o linear-lanceolados, más o menos acrescentes en la fructificación y normalmente de hasta 8 (-10) mm y de menos de la mitad de la longitud de la corola en la antesis; pero hay plantas, sobre todo en las islas

Chafarinas y otros puntos del N de Marruecos y de las provincias de Almería, Granada y Murcia en España, en los que el cáliz es excepcionalmente largo, de hasta 15 mm y más largo que la mitad de la longitud de la corola, con lóbulos bastante anchos y desiguales en la fructificación.

COINCY (1900b) dio el nombre de *E. confusum* a plantas más o menos hispidas y de tallos erectos o ascendentes del NW de África, incluyendo en su variabilidad tanto a *E. sabulicolum* Pomel, del que no le parecía oportuno separarlo ni como variedad (COINCY, 1902: 12), como a *E. decipiens* Pomel, que, sin embargo, separa como variedad de su *E. confusum* (COINCY, 1902:13).

Pau (in CABALLERO, 1917), describió como especie independiente, con el nombre de *E. rifeum*, a plantas perennes de base del tallo leñosa procedentes del Monte Gourougou, al oeste de Melilla (N de Marruecos), y SENNEN & MAURICIO (in SENNEN, 1936), atomizaron *E. sabulicolum* describiendo 15 especies independientes, a veces dos o tres de una misma localidad, a las que hay que añadir *E. perplexans* Maire (EMBERGER & MAIRE, 1930: 5).

SAUVAGE & VINT (1954) en su tratamiento de *Echium* para Marruecos, aceptaron este complejo en sentido amplio, incluyendo toda la variabilidad bajo una sola especie para la que adoptaron incorrectamente el nombre *E. confusum* Coincy, reconociendo tres variedades, una de ellas (var. *euconfusum*) dividida a su vez en tres subvariedades.

KLOTZ (1962) realizó el estudio más completo de este complejo en toda la Región Mediterránea, reconociendo igualmente una sola especie, a la que correctamente denominó *E. sabulicolum* Pomel, al adoptar para el mismo el binomio más antiguo que ha recibido. Separó dos subespecies, una de ellas (subsp. *sabulicolum*) dividida en cuatro variedades y la otra (subsp. *decipiens*) en dos.

El estudio de abundante material del Mediterráneo Occidental, particularmente de España, incluidas las Islas Baleares, Marruecos y Argelia, permite separar tres grupos de poblaciones bien definidas que se consideran constitutivas de tres subespecies bien caracterizadas.

Uno está formado por plantas seríceas de porte decumbente o ascendente, con indumento aplicado y antrorso tanto en el tallo como en las hojas, brácteas y cálices, formado por setas de base apenas pustulada a veces acompañadas por pelos cortos. Los lóbulos del cáliz presentan por ambas caras abundantes setas largas aplicadas mezcladas a veces con algunos pelos cortos por la cara externa.

El segundo está formado por plantas hirsutas de porte ascendente o erecto, anuales, bienales o perennes, con indumento más o menos marcadamente heteromorfo, formado por setas rígidas de base marcadamente pustulada, patentes o erecto-patentes en el tallo y patentes o adpresas y antrorsas en las hojas, normalmente acompañadas por pelos cortos más o menos abundantes, siendo

los del tallo antrorsos y de base curvada, rara vez patentes. Los lóbulos del cáliz presentan indumento doble bien marcado, con setas largas relativamente escasas y pelos cortos abundantes por la cara externa, y pelos cortos, a veces acompañados de pelos largos, particularmente en la parte superior, por la cara interna.

El tercer grupo comparte con el segundo la mayor parte de sus caracteres, pero está formado por plantas perennes de tallo marcadamente leñoso en la base, con indumento del tallo formado casi exclusivamente por setas rígidas más o menos erecto-patentes y ligeramente curvadas, hojas densamente cubiertas de setas de base pustulada, cuyas pústulas cubren buena parte su superficie, y flores rojas que viran a azul-violeta con la desecación. Las plantas de las poblaciones que constituyen el segundo grupo pueden ser perennes, pero no de base leñosa; su indumento es frecuentemente heteromorfo, las pústulas de la base de las setas son más pequeñas y las setas no tan abundantes, y las flores son azul-violeta, rara vez rojizas o blancas.

Se ha identificado el primer grupo con *E. sabulicolum* Pomel en sentido estricto, descrito por este autor de arenas marítimas de los alrededores de Argel (POMEL, 1874: 90). Constituyen la subsp. *sabulicolum*, que se encuentra en áreas litorales del W y C del Mediterráneo. Como había indicado KLOTZ (1962: 1090), no se encuentra en Marruecos, y lo mismo opinan SAUVAGE & VINDT (1954: 183) quienes fundadamente dudaban de la cita para el Rif de JAHANDIEZ & MAIRE (1934: 607). Pero a esta subespecie pertenecen las poblaciones que se desarrollan sobre arenas de playa y arenales costeros de Alicante, Valencia, Castellón e Islas Baleares, pese a no haber sido indicado este taxón para estas áreas por KLOTZ (l. c.).

Se han localizado en la isla de Mallorca sobre calizas, a unos 140 m de altitud (Mallorca, Algaida, Son Gual, 2.6.1998, C. Navarro & al., MA 618374), plantas de esta subespecie de base marcadamente leñosa. Se han identificado con la var. *gusonei* Klotz (in W. Z. Univ. Halle, *Math.-Nat.* 11(9): 1090, 1962), indicada hasta el momento sólo de algunos puntos de Sicilia, Córcega, Cerdeña y Argelia. Se trata de una planta tirrénica, a cuya distribución hay que añadir las Islas Baleares.

E. sabulicola subsp. *sabulicolum* está representada por tanto en la flora española tanto por la var. *sabulicolum*, formada por plantas anuales o bienales propias de arenales litorales, como por la var. *gusonei* Klotz, de zonas calizas del interior en la isla de Mallorca.

El segundo grupo de poblaciones se identifica con lo que había sido descrito por Coincy como *E. confusum*, en cuya variabilidad incluye el propio COINCY (1902: 229) a *E. decipiens* Pomel, descrito por este autor (POMEL, 1874: 91) a partir de plantas argelinas del Departamento de Orán (“Plaines d’Oran, de Maghnia”). Su nombre correcto a nivel de subespecie es *E. sabulicolum* subsp.

decipiens (Pomel) Klotz. Propio de regiones costeras del Mediterráneo Occidental, sus poblaciones se extienden por el litoral y el interior desde el nivel del mar hasta los 800 m de altitud, y se encuentra tanto sobre suelos básicos como ácidos, aunque es más frecuente en los primeros. Se trata de un taxón sumamente polimorfo, sobre todo en el N de Marruecos, por lo que en base a su variabilidad ha recibido diversos nombres, como se indica más adelante.

El tercer grupo corresponde a *E. rifeum* Pau. Se encuentra exclusivamente en Marruecos, en el Rif oriental, sobre basaltos, en el Monte Gourougou. A nivel de subespecie ha de establecerse para este taxón la siguiente nueva combinación:

E. sabulicolum subps. **rifeum** (Pau) Valdés, **comb. nov.**

E. rifeum Pau, *Trab. Mus. Nac. Cien. Nat., Bot.* 11: 27 (1917) [basión.]

Se indican a continuación los nombres correctos y sinonimias de estos taxones:

E. sabulicolum Pomel, *Bull. Soc. Sci. Phys. Algérie [Nouv. Mat. Fl. Atl.]* 11: 90 (1874)

a. subsp. sabulicolum

a. α . var. **sabulicolum**

a. β . var. **gusonei** Klotz, *W. Z. Univ. Halle, Math.-Nat.* 11(9): 1090 (1962)

b. subsp. decipiens (Pomel) Klotz, *W. Z. Univ. Halle, Math.-Nat.* 11(9): 1091 (1962)

E. decipiens Pomel, *Bull. Soc. Sci. Phys. Algérie [Nouv. Mat. Fl. Atl.]* 11: 91 (1874) [basión.]

E. confusum Coincy, *J. Bot. Morot* 14: 298 (1900)

E. granatense Coincy, *J. Bot. Morot* 14: 300 (1900)

E. perplexans Maire in Emb. & Maire, *Pl. Maroc. Nouv.* 3: 5 (1930)

E. masgundalii Sennen, *Diagn. Nouv.* 109 (1936)

E. briquetii Sennen, *Diagn. Nouv.* 110 (1936)

E. proiditorum Sennen & Mauricio in Sennen, *Diagn. Nouv.* 131 (1936)

E. horrendum Sennen & Mauricio in Sennen, *Diagn. Nouv.* 132 (1936)

E. abdelrhamanii Sennen, *Diagn. Nouv.* 132 (1936)

E. maireanum Sennen, *Diagn. Nouv.* 160 (1936)

E. jahandiezii Sennen, *Diagn. Nouv.* 196 (1936)

E. riofrioi Sennen, *Diagn. Nouv.* 197 (1936)

E. espanyolis Sennen & Mauricio in Sennen, *Diagn. Nouv.* 236 (1936)

E. pulchrum Sennen & Mauricio in Sennen, *Diagn. Nouv.* 237 (1936)

- E. thellungii* Sennen & Mauricio in Sennen, *Diagn. Nouv.* 238 (1936)
E. paniaguae Sennen & Mauricio in Sennen, *Diagn. Nouv.* 247 (1936)

c. subsp. **rifeum** (Pau) Valdés, *Lagascalia* 27: (2007)

- E. rifeum* Pau, *Trab. Mus. Nac. Cien. Nat., Bot.* 11: 27 (1917) [basión.]
E. confusum subvar. *rifeum* (Pau) Sauvage & Vindt, *Fl. Maroc.* 2: 183 (1854)
E. sabulicolum var. *rifeum* (Pau) Klotz, *W. Z. Univ. Halle, Math.-Nat.* 11(9): 1091 (1962)
E. vidalii Sennen, *Diagn. Nouv.* 109 (1936)
E. modestum var. *vidalii* Maire in Jahand. & Maire, *Cat. Pl. Maroc* 3: 607 (1934)
E. philothei Sennen, *Diagn. Nouv.* 108 (1933)

Sennen & Mauricio recolectaron en distintas fechas en 1930 y 1931 plantas de *E. sabulicolum* subsp. *rifeum* en el Monte Gourougou, hacia Taquigriat, unas veces a 960 m y otras a 970 y 980 m de altitud; le aplicaron dos nombres diferentes: *E. vidalii* (exs. n° 7646 de Pl. Esp. 1930) y *E. philotei* (exs. n° 7645 de Pl. Esp. de 1930; n° 7936 de Pl. Esp. de 1931), además de aceptar el nombre *E. rifeum* dado por Pau in CABALLERO, 1917: 27) a plantas del Monte Gourougou recolectadas por A. Caballero de los alrededores de Hardú (MA 97395, c. Hardú, 1917, *Caballero*), para plantas distribuidas por Sennen con el n° 9479 de la exsiccata Pl. Esp. de 1934 (Melilla, Gourougou, Barranco del Lobo, hacia 800 m, BC 80652, BC-Sennen 831022, MA 97392). Todos los materiales de este área comparten los caracteres indicados anteriormente, fundamentalmente el porte leñoso, indumento y coloración floral, por lo que se incluyen esos nombres en la sinonimia de la subsp. *rifeum*.

5. E. SALMANTICUM LAG., NUEVO PARA PORTUGAL

Se trata de una especie que se desarrolla sobre suelos ácidos en zonas húmedas, tanto en pastizales como taludes, cunetas y bordes de caminos en áreas montañosas, entre (300-) 500 y 1250 m en el oeste de España, en las provincias de Salamanca, Ávila, Cáceres y parte más occidental de Toledo, donde es más rara.

De *E. lusitanicum* L., que es común en el C y N de Portugal así como en el O y NO de España, se diferencia perfectamente sobre todo por los caracteres florales, no sólo en lo que respecta a la forma e indumento de los lóbulos del cáliz (VALDÉS 1982: 19), sino a la arquitectura y color de la corola, pequeña, de 6-9 (-10) mm de longitud y 3,5-5,5 (-6) mm de diámetro, estrechamente

infundibuliforme, casi cilíndrica, con tubo no marcado, y azul-pálida o azul-violeta pálida y con sólo algunos pelos largos sobre los nervios y en el margen de los tres lóbulos inferiores de la corola, mientras que es más grande, de (5,5-) 6,5-8,5 (-10) de diámetro, anchamente infundibuliforme con tubo bien marcado, azul con tubo blanquecino y más o menos uniformemente cubierta de pelos cortos en *E. salmanticum* Lag.

Ha sido recolectada por J. Castro en la antigua estación fronteriza de Barca d'Alva (MA 504019), situada en la orilla izquierda del río Duero, en los pocos kilómetros que recorre en el extremo más nordoriental de la Beira Alta. A los arribes del Duero ha podido llegar con los aluviones del río Agueda, que desemboca en el Duero unos kilómetros aguas arriba y en cuya cuenca se ha recolectado *E. salmanticum* en varios puntos de la provincia de Salamanca (Ciudad Rodrigo, BCN 19940, MA 217734, SALAC 21166; El Poyo, Puerto de Perala en la Sierra de Gata, MA 243047, SALAF 2626), o también por los del río Tormes, en cuya cuenca es relativamente frecuente tanto en la provincia del Ávila como en la de Salamanca (Almenara de Tormes, SALAC 17349, 17350; Beleña y La Maya, BCN 19942, MA 248754, MGC 11450, SALAF 2641; Pelabravo, SALAC 57881, 59070; Puente del Congosto, SALAC 32524; Salamanca, MA 180378, 198992, 198993, SALAC 24588, SALAF 3935).

Se confirman así los pronósticos de COUTINHO (1905: 115; 1913: 500; 1939: 594) quien separó claramente *E. lusitanicum* de *E. salmantium* e indicó que aunque no se había encontrado en Portugal, podría encontrarse en “Tras-os-Montes, Beira transmontana o Beira meridional”.

6. LA GINODIOECIA EN ECHIUM. IMPLICACIONES TAXONÓMICAS

Se conoce como ginodioecia a la coexistencia en una misma especie de plantas con sólo flores hermafroditas y plantas con sólo flores femeninas. Se presenta en diversas familias de Angiospermas (EHLERS & al., 2005), aunque es particularmente frecuente en Labiadas.

En la mayoría de las especies ginodioicas, las plantas femeninas se producen por una mutación en el genoma mitocondrial conocida como factor de esterilidad masculina citoplásmica (CMS), que se transmite habitualmente a través de las plantas femeninas (DÍAZ & CAUCCI, 2003), mientras que alelos apropiados de factores nucleares restauran la fertilidad masculina (THOMPSON & al., 1998; EHLERS & al., 2005). Se considera como una fase intermedia en los mecanismos que conducen del hermafroditismo a la dioecia, pero puesto que parece que hay más especies vegetales ginodioicas que dioicas, la ginodioecia pudiera ser genéticamente estable.

En el género *Echium* se produce ginodioecia prácticamente en todas las especies con flores violeta o azul-violeta, y se conoce su significado genético y adaptativo al menos en *E. plantagineum* L. (BURDON & al., 1983) y *E. vulgare* L. (KLINKHAMER & al., 1994; MESLER & al., 1997; DE JONG, 2000).

Su presencia fue puesta ya de manifiesto por COINCY (1901a), quien llegó a la conclusión de que *E. wierzbickii* Harberle ex Reichenb. se había descrito en base a plantas femeninas de *E. vulgare*, y que *E. spathulatum* Viv. correspondía probablemente a plantas femeninas de *E. setosum* Delile, descrito él mismo en base a plantas femeninas (COINCY, 1901b: 321). Indicó además la presencia de plantas femeninas en *E. vulgare* subsp. *pustulatum* (Sm.) E. Schmid & Gams, en *E. sabulicola* subsp. *decipiens* (Pomel) Klotz (= *E. confusum* Coincy) y en *E. tenue* Roth (= *E. aequale* Coincy) (COINCY, 1901a, 1902).

Denominó a la ginodioecia “dioecia accidental”, atribuyéndola a malformaciones florales y se sorprendía de que las plantas femeninas fueran fértiles y de que sus aquenios “parezcan llegar a perfecta maduración”. Observó que en todos los casos las flores femeninas tenían la corola más pequeña que la de las flores hermafroditas, (un síndrome que acompaña a la ginodioecia), y que los estambres presentaban filamentos mucho más cortos y anteras “lineares” y estériles, frente a las elipsoideas y normalmente llenas de polen fértil en las flores hermafroditas.

COINCY observó por tanto la ginodioecia de *Echium*, interpretó correctamente su significado taxonómico, al entender que se trataba de plantas femeninas producidas en poblaciones con también plantas de flores hermafroditas, lo que no siempre supieron interpretar autores posteriores. Pero no pudo interpretar, pues faltaban muchos años para entender la determinación genética de la ginodioecia, las causas de la esterilidad del androceo en las flores femeninas, y la ventaja adaptativa que supone el que las flores femeninas produzcan con frecuencia mayor número de núculas y con mayor capacidad de germinación que las flores hermafroditas (TAYLOR & al. 1999; RAMSEY & VAUGHTON, 2002; CHANG, 2006).

La presencia de ginodioecia es muy común en muchas especies de *Echium*, como ha podido comprobarse por el estudio de abundante material de este género. Se ha podido confirmar en *E. vulgare* L. subsp. *vulgare*, *E. vulgare* subsp. *pustulatum* (Sm.) E. Schmid & Gams, *E. tuberculatum* Hoffmanns. & Link, *E. creticum* subsp. *coincyanum* (Lacaita) R. Fernandes, *E. sabulicola* subsp. *decipiens* (Pomel) Klotz, *E. plantagineum* L., *E. tenue* Roth, *E. albicans* Lag. & Rodr. subsp. *albicans*, *E. humile* subsp. *pycnanthum* (Pomel) Greuter & Burdet y *E. rosulatum* Lange, encontrándose a veces en un mismo pliego de herbario plantas femeninas y plantas hermafroditas.

Se ha encontrado en todos los casos que la corola es en las flores femeninas bastante más pequeña que en las flores hermafroditas de plantas de la misma

población, como es general en los casos de ginodioecia. Los estambres tienen en las flores femeninas filamentos bastante más cortos que en las flores hermafroditas, de manera que en la mayoría de los casos las flores femeninas presentan todos los estambres incluidos en la corola, mientras que las hermafroditas de las especies indicadas presentan al menos un estambre exerto, y a veces todos los estambres largamente exertos, como ocurre en *E. vulgare* subsp. *vulgare*. Además, las anteras son en las flores femeninas más largas que en las flores hermafroditas: lineares o linear-oblongas y sin polen o con algo de polen estéril y de color más o menos pardusco, mientras que en las flores hermafroditas las anteras son cortamente elipsoideas, cargadas de polen y azuladas.

La presencia frecuente de plantas femeninas con flores de corolas pequeñas y estambres incluidos hace que sea a veces difícil llegar a una clara identificación del material de *Echium* cuando se dispone sólo de plantas femeninas, pues si no se tienen en cuenta los caracteres de las anteras anteriormente indicados, podrían determinarse erróneamente como *E. arenarium* o incluso como *E. parviflorum*, las dos únicas especies del Mediterráneo Occidental con flores pequeñas de estambres incluidos, aunque es más difícil que esto suceda en el segundo caso por el cáliz tan marcadamente acrescente de *E. parviflorum*. Cierto es que hay caracteres taxonómicos en los órganos vegetativos de *Echium*, incluido el indumento, de evidente valor diagnóstico, pero es a veces el carácter diferencial más claro el número de estambres exertos, que se ha perdido en las flores femeninas. El uso de sólo ejemplares femeninos haría difícil distinguir por ejemplo, *E. creticum* subsp. *coincyanum* de *E. vulgare* subsp. *pustulatum* o de *E. tuberculatum*.

Deben por tanto recolectarse siempre ejemplares con flores hermafroditas, o incluso éstos preferentemente, si se quiere llegar a una correcta identificación de los materiales.

Se ha comprobado que los siguientes nombres están basados en plantas femeninas.

1. *E. abdelrhamani* Sennen, *Diagn. Nouv.* 132 (1936)

Ind. loc.: “Maroc: Muley-Rechid, sol argilo-calcaire”

Corresponden a plantas femeninas de *E. sabulicolum* subsp. *decipiens*, como se ha comprobado por el estudio del material de un pliego (BCN 19702) de la exsiccata n° 7939 de Sennen, Pl. Esp. en la que está basado el nombre.

2. *E. argenteae* Pau, *Not. Bot. Pl. Esp.* 1: 22 (1887)

Ind. loc.: “In locis cultis incultisque vulgaris pr. Segobriam (Valentia borina), Sarrion (Aragonia austro-occid.)”

Corresponde a plantas femeninas de *E. vulgare* subsp. *pustulatum*, identidad ya establecida por WILLKOMM (1893: 162), que se ha podido comprobar por el estudio de material recolectado en Segorbe y determinado por Pau (MA 97336). Pau encontró plantas con flores grandes, que consideró como fma. *grandiflora*, que corresponden sin duda a plantas de flores hermafroditas de *E. vulgare* subsp. *pustulatum* (Segorbe, 4.5.1885). Es evidente que conviven ambos tipos en la misma población, y PAU (1888: 32), al tratar *E. wierzbickii* Haberle, hace una observación muy curiosa, ya que afirma haber encontrado en las cercanías de Segorbe un pié de *E. argentae* con “los estambres inferiores llevando anteras alargadas pardas”, que son las que corresponden a las flores femeninas, y “los tres restantes superiores cabezudos y azules” que son las que corresponden a las flores hermafroditas. Achaca PAU (l. c.) esta forma como híbrido “(*E. pustulato x Argentae*)”. No se ha encontrado ninguna planta femenina ni hermafrodita con esas características, pero sería interesante, de encontrarse, conocer su determinación genética.

3. *E. caroli* Sennen, *Pl. Esp.* 6134 (1927), nom. in sched.

Ind. loc.: “Ceragne: Llivia, champs, marges, 1220 m”

Corresponde a plantas femeninas de *E. vulgare* subsp. *pustulatum*, como se ha comprobado por el estudio del material de la exsiccata nº 6134 de F. Sennen, Plantes d’Espagne (BCN 19663), en la que se describe *E. caroli*.

4. *E. jahandiezii* Sennen, *Diagn. Nouv.* 196 (1936)

Ind. loc.: “Maroc: Metalza, Ain-Zora, autor de la “Posición”, 900 m.

El estudio de dos pliegos de la Exsiccata de Sennen nº 8859 permite asegurar que corresponde a plantas femeninas de *E. sabulicolum* subsp. *decipiens* (Pomel) Klotz.

5. *E. paniculatum* Lag., *Gen. Sp. Pl.* 10 (1816), non Thunb., *Prodr. Fl. Cap.* 33 (1794).

Ind. loc.: “Venit prope Hispalim”

WILLKOMM (1870: 488) situó esta planta lagascana entre las “Species incertae sedis”, al no poder asignarla a ninguna conocida, y su posición no ha sido aclarada por autores posteriores, salvo por Pau & Font Quer, quienes en la exsiccata nº 501 del *Iter Maroccanum* de Font Quer, combinaron *E. paniculatum* Lag. como var. de *E. pustulatum*, nombre con el que Font Quer distribuyó en dicha exsiccata plantas de *E. sabulicolum* subsp. *decipiens* (Pomel) Klotz. En las observaciones de esta exsiccata Pau hace notar que *E. paniculatum* Lag.

es una “forma micranta (cleistógama) de este número”. De la diagnosis de LAGASCA (1816) se deduce que lo que se describe es una planta de *E. creticum* subsp. *coincianum* (Lacaita) R. Fernandes. PAU (1896: 80) indicó que “en las cercanías de Sevilla no hemos podido recoger esta especie (se refiere a *E. lagascae* Roemer & Schult, nombre nuevo para *E. paniculatum* Lag.), en donde únicamente encontramos el *E. plantagineum* L.” Efectivamente, en los alrededores de Sevilla es muy común *E. plantagineum*, pero se encuentra también *E. creticum* subsp. *coincianum* en diversas localidades más o menos próximas a esta ciudad (Alcalá de Guadaira, 21.2.1978, Cañete & al., SEV, plantas femeninas; idem, 10.3.1978, Luque, SEV 64970, plantas hermafroditas; desviación a Dos Hermanas, en la carretera de Utrera a Alcalá de Guadaira, 11.7.1979, Santo, SEV, plantas hermafroditas; entre El Viso y Carmona, 10.3.1978, Díez, SEV 217503; El Gandul, Lora del Río, 23.3.1969, Gibbs, SEV 217499, plantas hermafroditas; Mairena del Alcor, 26.4.1975, Ruíz de Clavijo, SEV 217500, plantas hermafroditas; entre Puebla de Cazalla y Osuna, 1.4.1980, Luque & al., SEV 89897; idem, 9.4.1978, Díez, SEV 217497, plantas femeninas). Las plantas de la primera y última recolecciones citadas, de buen tamaño, inflorescencia abiertamente paniculada y flores pequeñas, más o menos del tamaño del cáliz, concuerdan con la descripción de Lagasca, que no puede atribuirse a la especie común *E. plantagineum* L., al indicar LAGASCA (l.c.) que las hojas superiores de su especie son lanceoladas y subpecioladas, cuando en *E. plantagineum* las hojas superiores, sentadas, tienen, con rarísimas excepciones, la base ensanchada, subcordada y auriculada.

6. *E. proiditorum* Sennen, *Diagn. Nouv.* 131 (1936)

Ind. loc.: “Maroc: Monte Arruit, champs et talus de la Route. Se retrouve á Moley-Rechid et alibi”

Corresponde a plantas femeninas de *E. sabulicolum* subsp. *decipiens*, como se ha comprobado por el estudio del material contenido en el pliego BCN 19700, de la exsiccata n° 7937 de Sennen, Pl. Esp., de Monte Arruit, en la que está basado el nombre.

7. *E. spagnolis* Sennen & Mauricio in Sennen, *Diagn. Nouv.* 236 (1936)

Ind. loc.: “Maroc: Beni-Said, au Pont du Kert, halliers dans les cereals a sol sablonneux”.

Corresponde a plantas femeninas de *E. sabulicolum* subsp. *decipiens*, como se ha comprobado por el estudio de plantas de *E. spagnolis* de la exscc. n° 7939 de Sennen, Pl. Esp. (1931).

8. *E. wierzbickii* Haberle ex Rchnb., *Fl. Germ. Excurs.* 1: 336 (1832)
Ind. loc.: “In Ungarn, Sachsen, Westphalen, unter *E. vulgare*”.

Reichenbach (l. c.) ya consideró a *E. wierzbickii* como “forma parviflora” de *E. vulgare*, aunque la aceptó a nivel de especie. Evidentemente, corresponde a plantas femeninas de *E. vulgare* subsp. *vulgare*, como había establecido COINCY (1901a), y como se ha podido comprobar por el estudio del material contenido en un pliego de *E. wierzbickii* (LISE 54880) de la Estação Agromica Nacional de Oeiras, recolectado por Wierzbicki en Hungría: Banat, Orawicza. Contiene dos ejemplares femeninos de *E. vulgare* subsp. *vulgare*, con flores de corola de 7-9 mm.

BIBLIOGRAFÍA

- BOISSIER, E. (1841). *Voyage botanique dans le midi de l'Espagne pendant l'année 1835*. Paris.
- BURDON, J. J., D. R. MARSHALL & A. H. D. BROWN (1983). Demographic and genetic changes in populations of *Echium plantagineum*. *J. Ecol.* **71**: 667-679.
- CABALLERO, A. (1917). Excursión botánica a Melilla en 1915. *Trab. Mus. Nac. Ci. Nat. Bot.*, **11**: 1-38.
- CASTROVIEJO, S. & al. (eds.) (1987-2005). *Flora Iberica. Plantas Vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares*. **1-8, 10, 14, 21**. C.S.I.C., Madrid.
- CHANG, S. M. (2006). Female compensation through the quantity and quality of progeny in a gynodioecious plant, *Geranium maculatum* (Geraniaceae). *Am. J. Bot.* **93**: 263-270.
- COINCY, A. H. C. F. (1894). Plantes nouvelles de la flore d'Espagne. *J. Bot. Morot* **8**: 65-67.
- (1900a). L' “*Echium maritimum*” Willd. est-il une espèce? *J. Bot. Morot* **14**: 1-2.
- (1900b). Revision des espèces critiques du genre *Echium*. *J. Bot. Morot* **14**: 297-304.
- (1901a). Qu'est-ce que l' “*Echium wierzbickii*” Haberle? *Bull. Herb. Boiss.*, ser. 2, **8**: 789-792.
- (1901b). Revision des espèces critiques du genre *Echium*. *J. Bot. Morot* **15**: 311-312, 313-329.
- (1901c). *Ecloga quinta plantarum hispanicarum*. Paris.
- (1902). Enumeration des “*Echium*” de la Flore Atlantique. *J. Bot. Morot* **16**: 213-220, 226-233, 257-266.
- COUTINHO, A. X. P. (1905). As Boraginaceas de Portugal. *Bol. Soc. Brot.* **21**: 106-165.
- (1913). *A Flora de Portugal (Plantas Vasculares)*. *Disposta en chaves dichotómicas*. Aillaud Alvas & Cia, Paris & Lisboa.
- (1939). *Flora de Portugal (Plantas Vasculares)* *Disposta en chaves dichotómicas*, 2ª ed. Bertrand (Irmãos), Ltd. Lisboa.
- DE JONG, T. J. (2000). From pollen dynamics to adaptive dynamics. *Pl. Sp. Biol.* **15**: 31-41.

- DÍAZ, L. & A. A. CAUCCI (2003). Functional gynodioecy in *Opuntia quimilo* (Cactaceae), a tree cactus pollinated by bees and humminbirds. *Plant Biol. (Stuttay)* **5**: 531-539.
- EHLERS, B., S. MAURICE & T. BATAILLON (2005). Sex inheritance in gynodioecious species: a polygenic view. *Proc. Royal Soc. London*, b. ser. **272**: 1795-1802.
- EMBERGER, L. & R. MAIRE (1930). *Plantae maroccanae novae vel minus cognitae* 3. Alger.
- FERNANDES, R. (1969). Quelques notes sur le genre *Echium* L. *Bot. Soc. Brot.*, 2^o ser., **43**: 145-162.
- (1970). Notas sobre a flora de Portugal *Bol. Soc. Brot.*, 2^o ser. **44**: 146-166.
- FERNÁNDEZ CASAS, J. (1979). *Echium cantabricum* (Lainz) Fdz.-Casas & Lainz, stat. nov. *Mém. Soc. Bot. Genève* **1**: 111-114.
- GANDOGER, M. (1917). Catalogue des plantes recoltés en Espagne et en Portugal pendant mes voyages de 1894 a 1912. Hermann, L'Homme, Masson, Paris.
- GIBBS, P. (1971). Taxonomic studies on the genus *Echium* I. An outline revision of the Spanish species. *Lagascalia* **1**: 27-82.
- JAHANDIEZ, E. & R. MAIRE (1934). *Catalogue des Plantes du Maroc* 3. Imprimerie Minerva, Alger.
- KLINKHAMER, P. G. L., T. J. DE JONG & H. W. NELL (1994). Limiting factors for seed production and phenotypic gender in the gynodioecious species *Echium vulgare* (Boraginaceae). *Oikos* **71**: 469-478.
- KLOTZ, G. (1962). Zur Systematik und Nomenklatur einiger *Echium*-Arten I, II, III. *Wiss. Z. Univ. Halle, Math.-Nat.* **11**: 293-302, 703-711, 1087-1104.
- LACAITA, C. C. (1919). A revision of some critical species of *Echium*, as exemplified in the Linnean and other herbaria; with a description of *Echium judaeum*, a new species from Palestine. *J. Linn. Soc. London (Bot.)* **44**: 363-438.
- (1923). *Echium polycaulon* Boiss. *J. Bot. (London)* **61**: 259-260.
- (1925). Two rare Spanish species of *Echium*. *J. Linn. Soc. London (Bot.)* **47**: 175-176.
- LAGASCA, M. (1816). *Genera et species plantarum*. Ex typographia Regia, Madrid.
- & J. RODRÍGUEZ (1802). Descripción de algunas plantas que colectó D. Guillermo Thalacker en Sierra Nevada. *Anales Ci. Nat.* **5**: 263-288.
- LAÍNZ, M. & al. (1976). Aportaciones al conocimiento de la flora Cántabro-Astur. XI. *Bol. Inst. Astur., Supl. Ci.* **22**: 3-44.
- LOSA, T. M. (1958). Catálogo de las plantas que se encuentran en los montes palentino-leoneses. *Anales Inst. Bot. Cavanilles* **15**: 243-376.
- LUQUE, T. (1984). Estudio cariológico de Boragináceas españolas. II. *Echium* L. de España peninsular e Islas Baleares. *Lagascalia* **13**: 17-38.
- MESLER, C., M. C. J. RADEMAKER & P. G. L. KLINKHAMER (1997). Selection of pollen donors by *Echium vulgare* (Boraginaceae). *Sexual Pl. Reprod.* **10**: 305-312.
- PAU, C. (1888). *Notas botánicas a la flora española* 2. Escuela tipográfica del Hospicio, Madrid.
- (1896). *Notas botánicas a la flora Española* 6. Imprenta de Romaní y Suay, Se-gorbe.
- POMEL, A. (1874). *Nouveaux Matériaux pour la Flore Atlantique*. Alger-Paris.
- RAMSEY, M. & G. VAUGHTON (2002). Maintenance of gynodioecy in *Wurmbea biglandulosa* (Colchicaceae): gender differences in seed production and progeny success. *Pl. Syst. Evol.* **232**: 189-200.

- ROUY, G. (1902). *Illustrationes Plantarum Europaeae rariorum* **18**. Paris.
- SAUVAGE, C. & J. VINDT (1954). Flora du Maroc, analytique, descriptive et illustrée. Spermatophytes **2**, Tubiflorales (Convolvulaceae et Boraginacées). Editions Internationales, Tânger.
- SENNEN, F. (1936). *Diagnoses des nouveautés parues dans les exsiccata Plantes d'Espagne et du Maroc de 1928 à 1935*. Imp. Anglada, Vic.
- TAYLOR, D., S. TRIMBLE & D. E. MACCAULEY (1999). Ecological genetics of gynodioecy in *Silene vulgaris*: Relative fitness of female and hermaphrodites during the colonization process. *Evolution* **53**: 745-751.
- THOMPSON, J. D., D. MANICACCI & M. TARAYRE (1998). Thirty-five years of Thyme: a tale of two polymorphisms. *Bioscience* **48**: 805-815.
- VALDÉS, B. (1982). *Echium salmanticum* Lag. In B. VALDÉS & al. (eds.), *Herbarium Universitatis Hispalensis. Flora Selecta. Centuria I*; 19 (n. 37) Sevilla.
- (2006). BIOGEO, a Biogeographical study of Andalusian flora in relation to that of N Morocco. *Bocconea* **19**: 161-168.
- WEBB, PH. B. (1853). *Otia Hispanica, seu delectus plantarum rariorum aut nondum rite notatum Hispanias sponte nascentium*. Victor Masson, Parisiis.
- WILLKOMM, M. (1870). Asperifoliae. In M. WILLKOMM & J. LANGE (eds.) *Prodromus Florae Hispanicae* **2**: 481-513. Stuttgartiae.
- (1893). *Supplementum Prodromi Florae Hispanicae*. Stuttgartiae.

